

Considérations préliminaires en vue de la revision taxonomique des fourmis du groupe *microgyna*, genre *Formica* (Hymenoptera: Formicidae)

MICHEL LETENDRE et LUCIEN HUOT

Département de Biologie, Faculté des Sciences,
Université Laval, Québec 10, Québec

Résumé

Ann. Soc. ent. Québec, 17: 117-132 (1972)

Dans le cadre d'une étude taxonomique détaillée des espèces du groupe *microgyna*, genre *Formica*, le présent exposé fait la synthèse des connaissances actuelles sur la taxonomie, la distribution, l'écologie et le comportement du groupe en général. Il est fait mention, en même temps, des principaux problèmes abordés durant les premières phases de cette recherche. Par la suite, les critères taxonomiques les plus prometteurs sont énumérés et analysés brièvement.

Abstract

As an introduction to a detailed taxonomic study on the ants of the *microgyna* group, genus *Formica*, this work presents a synthesis of our current knowledge on the taxonomy, distribution, ecology and behavior of the group as a whole. An outline of the major problems encountered during the first phases of this research is also included. Finally, a few preliminary results are put forward and discussed briefly.

Introduction

Le genre *Formica* constitue, par son aspect écologique, l'un des groupes de fourmis les plus importants au Québec. Il semble aussi extrêmement prometteur au point de vue économique, notamment en rapport avec le contrôle biologique des insectes nuisibles (Finnegan 1971). Malgré tout, ce genre demeure encore aujourd'hui l'un des groupes de fourmis les moins bien connus sous plusieurs aspects, et l'incohérence évidente qui régnait depuis nombre d'années dans la taxonomie de ces insectes y est certainement pour quelque chose. Il semblait donc primordial, avant d'envisager les aspects plus pratiques, comme le comportement et la position écologique du genre, de reprendre à la base toute la classification et la systématique de ces fourmis.

Il y a quelques années, Francoeur (1972) amorçait une telle revision en s'attaquant aux espèces nord-américaines du groupe *fusca*, l'un des groupes de fourmis les plus répandus et certainement le groupe le moins bien connu du genre *Formica*. Nous nous sommes engagés récemment dans la même voie en abordant la revision d'un autre groupe très mal connu de ce genre, le groupe *microgyna*: celui-ci, quoique moins abondant au Québec que le groupe *fusca*, reste néanmoins l'un des plus intéressants, en raison surtout des habitudes écologiques et éthologiques très particulières de ses espèces.

Dans les pages qui vont suivre, nous présenterons d'une façon sommaire l'ensemble de nos connaissances actuelles sur le groupe *microgyna* en général et sur certaines de ses espèces en particulier. Nous ferons mention, par la même occasion, des principaux problèmes rencontrés durant les premières phases de notre recherche et nous analyserons par la suite quelques-uns des critères taxonomiques qui nous paraissent les plus prometteurs.

Caractérisation du groupe

Au point de vue systématique, le groupe *microgyna* constitue une division plus ou moins bien délimitée du sous-genre *Formica*, tel qu'on le concevait auparavant (Creighton 1950; Gregg 1963; G.C. Wheeler and J. Wheeler 1963). Il présente notamment de grandes similitudes avec le groupe *rufa* (fig. 1a et b).

En fait lorsque W.M. Wheeler établit le groupe *microgyna* en 1913, la seule distinction qu'il fit entre celui-ci et le groupe *rufa* résidait dans la petite taille des femelles appartenant à ce premier groupe. Il définit même les fourmis du groupe *microgyna* comme des « *rufa*-like species with diminutive females », le terme « diminutive » signifiant une taille égale ou inférieure à celle des plus grosses ouvrières de la colonie, soit une taille inférieure à 6 mm (fig. 1c). Ceci constituait évidemment un problème dès le départ puisque, à cause précisément de la petite taille caractéristique des femelles de ce groupe, très peu de collections de microgynes renfermaient des individus de cette caste. Le problème s'est ultérieurement amplifié à la suite de la découverte de *F. reflexa* Buren; cette espèce, quoique considérée jusqu'à maintenant comme appartenant au groupe *rufa*, présente elle aussi des reines ayant une taille inférieure à 6 mm. Une telle ambiguïté quant à la taille des femelles se retrouve, aujourd'hui, disséminée un peu partout à l'intérieur du groupe *rufa*, mais d'une façon beaucoup moins marquée, en général, que dans le cas précédent.

Par la suite, Creighton (1950), dans son livre intitulé « The Ants of North America », reconnut deux nouveaux caractères supposément distinctifs du groupe *microgyna*: la texture peu brillante des femelles et la forme généralement élargie à l'apex des poils situés sur le pronotum des ouvrières (fig. 2).

Nous n'avons pas eu, encore, le loisir d'examiner à fond le critère de la texture des femelles, mais nul doute que la forme des poils des ouvrières peut entraîner de sérieux problèmes d'identification. En effet, si les poils prothoraciques de toutes les espèces de microgynes examinées présentent une forme généralement spatulée ou du moins élargie à leur extrémité, plusieurs autres espèces de *Formica* présentent également des poils d'une telle forme. C'est le cas notamment de différentes fourmis appartenant au groupe *rufa* (dont *F. dakotensis* Emery), au groupe *fusca* et au sous-genre *Neoformica*. De plus, que faire en présence d'un individu totalement dépourvu de poils sur le thorax, comme cela se rencontre quelquefois chez *F. rasilis* Wheeler et *F. whymperi* Forel, deux espèces appartenant au groupe *microgyna*.

D'autres critères distinctifs devront par conséquent être découverts avant de pouvoir caractériser sans ambiguïté le groupe *microgyna*. Un examen sommaire du matériel à notre disposition semble indiquer qu'entre autres la taille des ouvrières, de même que l'orientation des carènes frontales pourraient vraisemblablement être utilisées en ce sens. Une révision taxonomique du groupe *rufa* est présentement en cours à l'University of North Dakota et il est fort probable qu'en comparant les données obtenues dans le cadre des deux révisions nous puissions arriver à faire la lumière sur le sujet. De plus, une étude comparative des génitalia mâles chez différentes espèces de *Formica* est en voie d'être complétée à la même université, et il se peut que là aussi nous puissions découvrir des

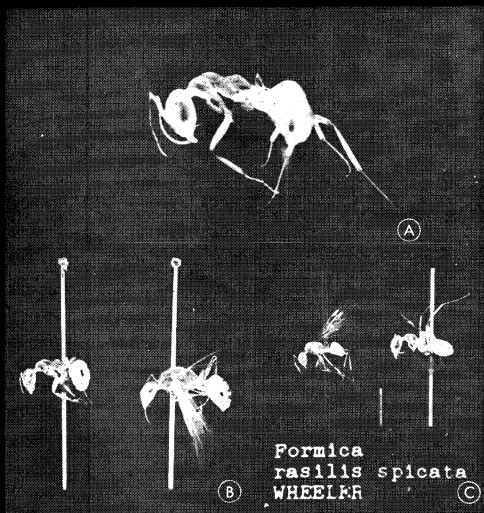


FIGURE 1 — Morphologie comparée du groupe *microgyna* et du groupe *rufa*, genre *Formica*: A, *F. densiventris* Viereck ♂ (groupe *microgyna*); B, *F. integroides* Emery ♂ et ♀ (groupe *rufa*); C, *F. densiventris* Viereck ♀ et ♂.

indices intéressants. Cette dernière étude a permis de démontrer, incidemment, que, malgré leur grande variabilité intraspécifique, les valves des génitalia mâles de *F. reflexa* et de *F. dakotensis* présentaient un patron de base totalement distinct de celui observé ailleurs dans le groupe *rufa* (J. Singleton, *communic. person.*, 25.7.71), ce qui corroborerait partiellement l'hypothèse voulant que ces deux espèces appartiennent à un ou des groupes différents du groupe *rufa*.

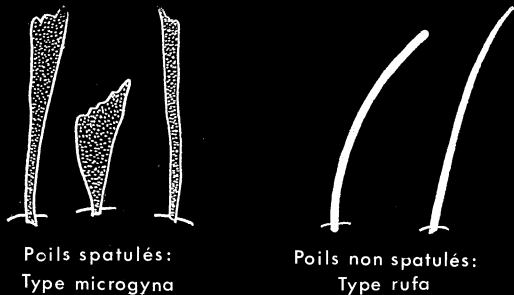


FIGURE 2 — Morphologie comparée des poils prothoraciques chez les ouvrières appartenant au groupe *microgyna* et au groupe *rufa*, genre *Formica*.

Composition du groupe

On reconnaît actuellement 19 formes à l'intérieur du groupe *microgyna*, et une nouvelle espèce viendra bientôt s'y ajouter (W.F. Buren, *in litt.*, 5.5.71). Si on en juge par le grand nombre de formes qui ne sont connues que par une femelle ou autres spécimens types, le nombre réel d'espèces (i.e., le nombre d'espèces valides) serait, toutefois, de beaucoup inférieur à ce chiffre. Ceci semble d'autant plus évident, que certaines espèces bien connues entreront elles aussi en synonymie avec des formes plus anciennes et mieux définies. Il ne fait aucun doute, par ailleurs, que plusieurs espèces nouvelles seront également décrites d'ici la fin de cette révision, vue la grande quantité de matériel cueilli depuis la dernière synthèse de Creighton (1950).

Distribution géographique

Au point de vue de sa distribution, le groupe *microgyna* se limite exclusivement à l'Amérique du Nord (fig. 3). Il est particulièrement abondant dans le

nord et le centre des États-Unis, de même que dans les régions montagneuses du sud-ouest des États-Unis et du Mexique.

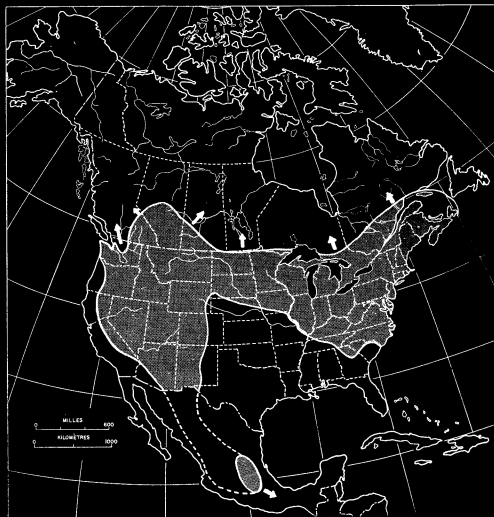


FIGURE 3 — Distribution générale du groupe *microgyna*, genre *Formica*. Le trait plein indique les limites connues de cette distribution; les pointillés et les pointes de flèches correspondent à ses limites probables.

Comme on le verra plus tard, plusieurs espèces du groupe vivent, sous forme de parasites sociaux, dans les nids d'autres espèces de fourmis et la distribution de ces hôtes constitue par conséquent l'un des principaux facteurs déterminant la distribution générale des *microgynes*.

Les limites connues de cette distribution sont représentées à la figure 3. Ces limites se basent en grande partie sur les données de la littérature et sur les renseignements contenus dans les différentes collections mises à notre disposition. Si



FIGURE 4 — Distribution du groupe *microgyna*, genre *Formica*, au Québec.

l'aire d'extension de ce groupe est assez bien délimitée aux États-Unis, presque rien n'est malheureusement connu sur la distribution des microgynes (et des fourmis en général) au Canada et au Mexique, de sorte que les lignes de démar-

quation actuelles aussi bien au nord qu'au sud peuvent facilement être modifiées. Dans plusieurs régions, l'absence apparente de ces fourmis peut fréquemment être interprétée comme résultant d'un échantillonnage inadéquat plutôt que d'une absence réelle. L'apparence souvent peu marquée des colonies sur le terrain peut partiellement être à l'origine, aussi, d'une telle carence.

Le groupe *microgyna* est représenté au Québec par cinq formes: *F. impexa* Wheeler, *F. densiventris* Viereck, *F. nepticula* Wheeler, *F. spatulata* Buren et *F. whymperi* (sens. lat.). Celles-ci sont relativement bien répandues dans le sud-est de la Province et en bordure du St-Laurent (fig. 4).

Écologie

Habitat

Les espèces du groupe *microgyna* occupent le plus souvent des endroits relativement secs, ouverts, gazonneux et ensoleillés, comme par exemple les champs et les prés (fig. 5a), les forêts ouvertes (fig. 5b), et les bords de routes et de cours d'eau (fig. 5c et d). Au Lac St-Jean, elles représentent l'un des principaux groupes de fourmis observés à l'intérieur des bleuetières.

Certaines espèces toutefois, comme *F. rasilis* et *F. densiventris*, peuvent occuper des milieux beaucoup plus fermés et humides, notamment, les forêts de Sapins et d'Épinettes. Une autre espèce, *F. whymperi adamsi* (ou *F. adamsi*) Wheeler, n'a été trouvée jusqu'ici que dans les forêts de tourbières.

D'autres formes, enfin, occupent indifféremment les forêts denses et les lieux très ouverts. C'est le cas particulièrement de *F. whymperi alpina* Wheeler, qui abonde autant dans les forêts denses de Sapins-Épinettes que dans la toundra ou la prairie sub-alpine (Gregg 1963).

Latitude et altitude

On peut distinguer deux groupes plus ou moins bien définis de microgynes quant à leur distribution écologique.

Le premier comprend les espèces des prairies basses et tempérées du centre et de l'est de l'Amérique du Nord. Ce sont des espèces appartenant généralement à des zones biogéographiques plus méridionales comme, par exemple, *F. spatulata* et *F. nepticula*.

Le second englobe les espèces des régions plus froides et montagneuses du sud-est du Canada, de l'est des États-Unis et de l'ouest de l'Amérique du Nord. Les fourmis du Québec se rattachent principalement à ce groupe.

Selon Gregg (1963 et 1969), certaines formes du groupe *microgyna* peuvent nicher dans des endroits extrêmement élevés. On a des récoltes, par exemple, de *F. densiventris* provenant d'une altitude supérieure à 11,500 pieds; des colonies de *F. whymperi alpina* ont même été trouvées jusqu'à 12,500 pieds d'altitude au Colorado. Règle générale toutefois, les microgynes se rencontrent rarement à une hauteur de plus de 10,000 pieds.

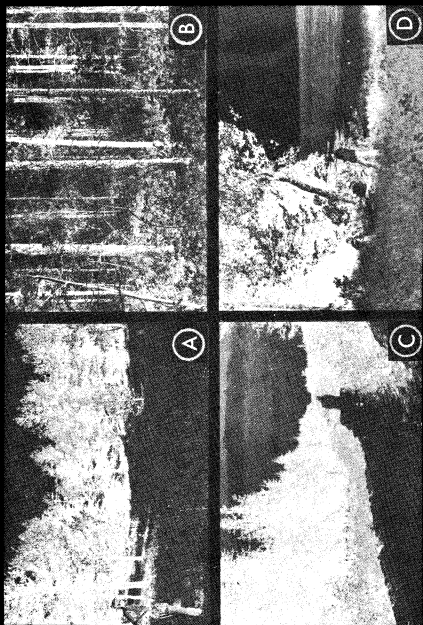


FIGURE 5 — Principaux types d'habitats occupés par les espèces du groupe *microgyna*, genre *Formica*: A, pré de montagne, près de Florissant, Colorado; B, pinède ouverte, près de Notre-Dame-de-la-Doré, Québec; C, bord de route, près de Notre-Dame-de-la-Doré, Québec; D, plage sur la rive de Lac Supérieur, près de Munising, Michigan.

Micromilieus de nidification

Tout comme pour le choix de leur habitat, les fourmis du groupe *microgyna* présentent un comportement de nidification particulièrement bien défini. Elles établissent leurs colonies, de façon typique, dans un sol sablonneux, sous une ou plusieurs roches (fig. 6a) ou encore dans ou sous le bois mort (fig. 6b et c). Ces structures sont fréquemment entourées d'un remblai de débris végétaux (fig. 6d) parfois peu apparent de l'extérieur mais qui, chez certaines espèces, peut prendre la forme d'un monticule plus ou moins aplati.

Contrairement à ce schéma plutôt général, quelques espèces comme *F. whymperi adamsi* et, parfois, *F. densiventris*, occupent des micromilieus beaucoup plus humides; *F. adamsi* se sert même de sphaigne pour construire ses monticules.

Éthologie

La tendance générale veut que les espèces du groupe *microgyna* soient des parasites sociaux temporaires de différentes autres espèces de fourmis. Ceci tient en particulier à la petite taille de leurs femelles. En effet, les reines de *microgynes* ne cherchant plus à s'alimenter elles-mêmes une fois fécondées et ne possédant pas, à l'intérieur de leurs muscles thoraciques, la quantité de métabolites nécessaire pour assurer la fertilité de leurs oeufs, doivent rechercher obligatoirement d'autres individus capables de leur fournir ces métabolites.

À l'encontre des femelles de plusieurs espèces qui retrouvent ces individus nourriciers parmi leurs propres congénères ou même leur propre colonie, les fourmis du groupe *microgyna* orientent leur choix vers d'autres formes du genre *Formica*. Ce choix s'arrête le plus souvent sur des espèces bien précises du groupe *fusca*, ou des sous-genres *Neoformica* et *Proformica*¹, et serait motivé vraisemblablement par le peu d'agressivité manifestée par ces fourmis ainsi que leur grande abondance dans les régions occupées par les *microgynes* (Wing 1949). Nous tenons à signaler ici la découverte, pour la première fois semble-t-il, d'un hôte de *F. densiventris*; il s'agit en l'occurrence de *F. fusca* Linné².

Les différentes étapes menant à l'établissement de ce parasitisme social temporaire ont été décrites à plusieurs reprises par W.M. Wheeler (1904, 1906, 1910 et 1933) et Wing (1949), et peuvent se résumer de la façon suivante. Une fois la colonie hôte repérée, en général une colonie petite et appauvrie, la femelle s'imprègne graduellement de la senteur de cette colonie, puis du couvain, et pénètre finalement à l'intérieur du nid. Peu de temps après, et pour des raisons qui restent encore obscures, la reine de la colonie hôte disparaît et est remplacée par la femelle parasite. Les ouvrières de la colonie parasitée prennent alors charge de l'entretien de la nouvelle reine et assurent le développement de son couvain jusqu'à leur mort. Ne pouvant se régénérer, ces ouvrières seront rem-

1. Buren (1968) inclut les espèces nord-américaines de ces sous-genres à l'intérieur du sous-genre *Formica*.

2. Tel qu'identifié par A. Francoeur (in litt., 1971), dans le cadre de sa révision taxonomique des espèces nord-américaines du groupe *fusca*, genre *Formica*.

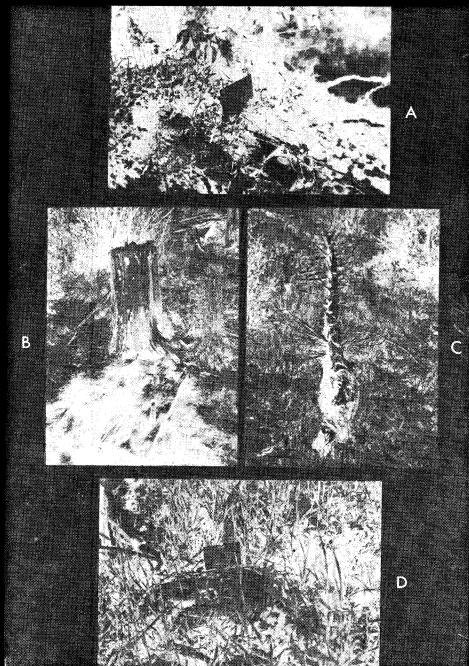


FIGURE 6—Principaux types de micromilieus utilisés par les espèces du groupe *microgyna* genre *Formica*: A, dans le sol, sous un amas de roches; B, simultanément, à l'intérieur d'une souche morte et sous un amas de roches; C, dans le sol à la base d'un tronc mort, et dans le tronc mort; D, sous un amas de débris végétaux, déposé à la surface d'une roche.

placées progressivement par les ouvrières de la femelle parasite, le tout résultant, au bout d'un certain temps, en une colonie pure de l'espèce parasite.

Jusqu'au milieu du siècle actuel, c'était là le seul type connu de reproduction des colonies, à l'intérieur du groupe *microgyna*. En 1949 toutefois, Wing a pu mettre en évidence la possibilité de parasitisme social permanent chez une nouvelle espèce de microgyne, *F. dirksi* Wing, et la forme présentement décrite par W.F. Buren (*in litt.*, 5.5.71) semble devoir confirmer cette possibilité. Les parasites de ce type, ne produisant que des formes sexuées, doivent pour survivre envahir des colonies fortes, capables d'assurer leur reproduction pendant plusieurs générations.

Les ouvrières du groupe *microgyna* peuvent être également réduites en esclavage par différentes espèces de fourmis esclavagistes. Creighton (1934), entre autres, rapporte la présence de *F. rasilis* à l'intérieur d'un nid de *F. (Raptiformica) puberula* Emery. Parallèlement, nous avons mis à jour dans les montagnes du sud de l'Arizona un nid contenant à la fois des ouvrières de *F. densiventris* et de *F. (Raptiformica)* sp.

Au point de vue de leur activité, les ouvrières du groupe *microgyna* sont reconnues, à part quelques exceptions, comme très agressives. Les colonies sont en général assez peuplées: celles de *F. densiventris* comptent souvent plus de 20,000 individus. Par contre, certaines espèces, comme *F. nepticula*, limitent la population de leurs colonies à quelques centaines d'individus ou moins.

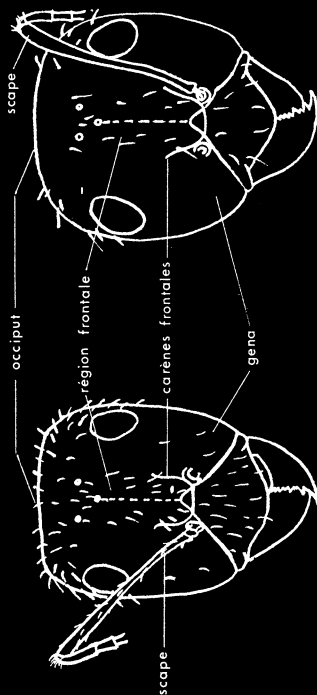
Résultats préliminaires et discussion

Parmi les nombreux critères utilisés jusqu'ici pour distinguer l'une de l'autre les différentes espèces du groupe *microgyna*, quelques-uns semblent particulièrement prometteurs.

La pilosité du corps représente, entre autres, l'un de ces critères. Malgré un degré de variabilité relativement élevé, en effet, le nombre de poils sur plusieurs parties du corps des microgynes occille le plus souvent à l'intérieur de limites plus ou moins spécifiques, et s'évalue même, dans certains cas, de façon qualitative. Certaines espèces se différencient ainsi des autres par la présence ou l'absence de poils sur le scape (fig. 7) ou l'écaïlle du pétiole (fig. 8). D'autres se caractérisent par la présence ou non de poils, en plus de la double rangée déjà présente sur la surface interne des fémurs et des tibias médians et postérieurs (fig. 9). Différentes parties de la tête, notamment les régions frontales, occipitales³ et ventrales⁴, présentent aussi des variations apparemment spécifiques dans leur pilosité (fig. 7). À première vue, il en serait de même également pour les poils situés sur le thorax et le gastre.

3. Cette région comprend l'occiput proprement dit, les coins occipitaux, la région située au-dessus du triangle ocellaire, ainsi que celle qui est située au-dessus et à l'extérieur des yeux.

4. Appellée « gula » par certains auteurs.



Type impexa

Type (gr. microgyna) sp.

FIGURE 7 — Morphologie et pilosité comparées de la tête chez les espèces du groupe *microgyna*,
genre *Formica*.

Parallèlement, la taille et la forme de ces poils peuvent aussi être caractéristiques (fig. 2). Les poils de certaines espèces de microgynes présentent une forme passablement allongée et étroite, alors que chez d'autres, au contraire, ils sont beaucoup plus courts et évasés à leur extrémité apicale. Buren (1968) utilise avec profit ce critère pour séparer les différentes espèces du sous-genre *Raptiformica*.

À ces critères de pilosité, il faut de plus ajouter ceux qui concernent la forme et la dimension des différentes parties du corps.

La forme de la tête, par exemple, qui est généralement allongée et trapézoïdale chez la plupart des microgynes, peut, chez certaines espèces, prendre une allure sphérique ou quadrangulaire (fig. 7). Il en est de même pour le rebord occipital, qui peut varier, selon les espèces, d'une forme plate ou légèrement concave à une forme plus ou moins convexe (fig. 7). Mentionnons toutefois que ces critères sont beaucoup moins évidents et constants qu'on voulait bien le laisser croire auparavant.



FIGURE 8 — Morphologie et pilosité comparées de l'écaille du pétiole chez les espèces du groupe *microgyna*, genre *Formica*. Vue antérieure et vue latérale.

L'orientation des carènes frontales constitue un autre critère céphalique extrêmement prometteur. Chez certaines espèces, en effet, l'angle formé par ces carènes peut prendre une valeur très élevée, contrairement à ce qui prévaut en général à l'intérieur du groupe *microgyna* (fig. 7). Parfois, cet angle équivaut même à ce que l'on rencontre chez certaines espèces du groupe *rufa*.

L'écaille du pétiole peut, de son côté, présenter une forme axée sur au moins deux modèles de base, le modèle en « éventail », caractéristique de *F. impexa* et plusieurs autres espèces, et le modèle plus étroit et ovoïde que l'on retrouve entre autres chez *F. whymperi* (fig. 8).

Parmi les autres critères susceptibles d'apporter une certaine lumière sur les relations taxonomiques existant entre les différentes espèces du groupe *microgyna*, il convient de mentionner la nervation des ailes, la forme des genitalia

mâles et le nombre chromosomique. Incidemment, chez toutes les espèces du groupe *rufa* qui ont été étudiées jusqu'ici de même que chez *F. dakotensis* et *F. reflexa*, le nombre chromosomique correspond à $n = 26$ (A.C.F. Hung, *communic. person.*, 25.7.71; *in litt.*, 5.8.71); malheureusement aucune espèce n'a encore été étudiée sous cet aspect, à l'intérieur du groupe *microgyna*. Dans le cas des genitalia mâles, le travail présentement effectué par Mlle J. Singleton (*communic. person.*, 25.7.71), à l'University of North Dakota, s'élèvera sans aucun doute d'une très grande utilité, puisqu'il englobera l'ensemble des espèces du genre *Formica*.

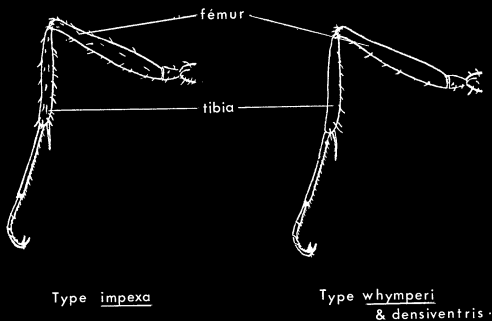


FIGURE 9 — Morphologie et pilosité comparées de la patte chez les espèces du groupe *microgyna*, genre *Formica*.

Pour arriver à définir la nature et le degré de variation intra- et interspécifique de ces différents critères, la méthode la plus adéquate nous a semblé l'approche biométrique, telle qu'utilisée entre autres par Wilson (1955) et Wing (1968) dans leurs travaux récents sur les Formicinae. La validité de cette approche pour l'étude du genre *Formica* a été démontrée par Hsu (1970). Il s'agit essentiellement, dans ce cas, de transformer les objets à l'étude en données numériques (Hsu 1970), ce qui peut être effectué en mesurant le plus objectivement possible un nombre délimité de structures sur chacune des espèces concernées. Signalons que cette phase du travail vient à peine d'être amorcée et que, déjà, les résultats obtenus sont très prometteurs.

Remerciements

Nous tenons à remercier MM. André Francoeur et René Béique, respectivement professeur de biologie à l'Université du Québec à Chicoutimi et taxonomiste rattaché au Ministère des Terres et Forêts du Québec, pour l'aide précieuse qu'ils ont apportée à l'organisation générale de notre recherche. M. A. Chang-Fu Hung et Mlle Jeural Singleton, tous deux de l'University of North Dakota, de même que le Dr. William L. Brown, de Cornell University, ont également contribué, par leurs renseignements inédits, à accroître nos connaissances sur la taxonomie et la biologie des espèces concernées. Plusieurs musées et chercheurs nous ont, par ailleurs, fait parvenir d'importantes collections myrmécologiques, et nous leurs en sommes très reconnaissants; c'est souvent grâce à leur contenu que nous avons pu déterminer avec plus de précision, la distribution générale du groupe *microgyna* ainsi que les critères les plus prometteurs pour la caractérisation de ses espèces.

Ce travail a pu être effectué grâce à une bourse de perfectionnement du Ministère de l'Éducation du Québec accordée au premier auteur. Nous remercions également le Conseil des Recherches Agricoles du Ministère de l'Agriculture du Québec et le Conseil National des Recherches du Canada pour l'aide financière accordée.

Références

- BUREN, W. F. 1968. Some fundamental taxonomic problems in *Formica* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ga. ent. Soc.*, **3**: 25-40.
- CREIGHTON, W. S. 1934. Descriptions of three new north american ants with certain ecological observations on previously described forms. *Psyche*, **41**: 185-200.
- CREIGHTON, W. S. 1950. The Ants of North America. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **104**: 1-585.
- FINNEGAN, R. J. 1971. An appraisal of indigenous ants as limiting agents of forest pests in Québec. *Can. Ent.*, **103**: 1489-1493.
- FRANCOEUR, A. 1972. Revision taxonomique des espèces néarctiques du groupe *fusca*, genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). (En préparation)
- GREGG, R. E. 1963. The Ants of Colorado, with reference to their ecology, taxonomy and geographic distribution. Univ. Colorado Press, Boulder, 792 p.
- GREGG, R. E. 1969. Geographic distribution of the ant genus *Formica* (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. ent. Soc. Wash.*, **71**: 38-49.
- HSU, S.-L. 1970. Biometrical study on interspecific differences and affinities of the genus *Formica* L. (Hym. Form.). *Bull. Inst. Zool. Acad. Sinica*, **9**: 69-81.
- WHEELER, G. C. et J. WHEELER. 1963. The Ants of North Dakota. Univ. North Dakota Press, Grand Forks, 326 p.
- WHEELER, W. M. 1904. A new type of social parasitism among ants. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **20**: 347-375.
- WHEELER, W. M. 1906. On the founding of colonies by queen ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **22**: 33-105.
- WHEELER, W. M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. Columbia Univ. Press, N. Y. et London, 663 p.

- WHEELER, W. M. 1913. A revision of the ants of the genus *Formica* (Linné) Mayr. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **53**: 379-565.
- WHEELER, W. M. 1933. Colony-founding among ants, with an account of some primitive australian species. Harvard Univ. Press, Cambridge, 179 p.
- WILSON, E. O. 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **113**: 1-201.
- WING, W. M. 1949. A new *Formica* from northern Maine, with a discussion of its supposed type of social parasitism (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Ent.*, **81**: 13-17.
- WING, W. M. 1968. Taxonomic revision of the nearctic genus *Acanthomyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Sta.*, **405**: 1-173.